植 物 分 类 学 报 45 (2): 207–216(2007) doi:10.1360/aps06023
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

葱属根茎组8种21居群植物的核型研究

周颂东 何兴金* 余 岩 许介眉
(四川大学生命科学学院 成都 610064)

Karyotype studies on twenty-one populations of eight species in *Allium* section *Rhiziridium*

ZHOU Song-Dong HE Xing-Jin* YU Yan XU Jie-Mei
(*College of Life Sciences, Sichuan University*, Chengdu 610064, China)

Abstract In this paper, karyotypes from twenty-one populations in eight species of *Allium* section *Rhiziridium* from China were investigated. The karyotypes of two species, *A. eduardii* and *A. flavovirens*, and the hexaploidy karyotype of *A. strictum* are reported for the first time. By studying karyotypes of this section in *Allium*, we hope to understand evolutionary mechanisms and relationships among the taxa in this section. We find that five species, *A. eduardii*, *A. flavovirens*, *A. lineare*, *A. mongolicum* and *A. oreoprasum* are diploid, and that their karyotypes are the 2A type of Stebbins. The two species, *A. tuberosum* and *A. ramosum*, are tetraploid and their karyotypes are also the 2A type. Four populations of the species *A. strictum* are hexaploid and their karyotypes are the 2B type. From the karyotype analysis we obtain the following results: (1) In this section, there are many polyploids and polyploid series. The variation in the chromosome number in this section is closely related to the evolution history of the species. Therefore polyploidization might be one of the important evolutionary mechanisms that has shaped species diversity in sect. *Rhiziridium*. (2) The satellite chromosomes are either subterminal or terminal chromosomes and satellites are located in the short arm. (3) It is suggested that *A. strictum* might represent an incipient species and has exploited a new niche through ployploidization. (4) The cultivated species *A. tuberosum* might be derived from the artificial naturalization of the wild diploid and tetraploid ancestors. The cultivated triploid species is suggested to have originated from the hybridization between the wild diploid and tetraploid ancestors, and its survival and widespread cultivation might have been achieved through asexual reproduction.

Key words *Allium*, section *Rhiziridium*, karyotype, polyploid, intraspecific differentiation, evolution.

摘要 对葱属根茎组*Allium* sect. *Rhiziridium*的8种21个地方居群的核型进行研究，以期为解决该组的种间亲缘关系和物种进化机制提供依据。贺兰韭*A. eduardii*和阿拉善韭*A. flavovirens* 2个种的核型以及辉韭*A. strictum*的六倍体核型均属首次报道。研究结果表明：贺兰韭*A. eduardii*、阿拉善韭*A. flavovirens*、北韭*A. lineare*、蒙古韭*A. mongolicum*和滩地韭*A. oreoprasum*的各居群均为二倍体，核型类型为Stebbins的2A型；韭*A. tuberosum*和野韭*A. ramosum*的各个居群均为四倍体，核型类型为2A型；辉韭*A. strictum*的4个居群均为六倍体，核型类型为2B型。通过研究可以得出如下推论：(1)该组植物中存在着大量的多倍体或多倍体系列，染色体数目变化与物种进化具有密切相关性，多倍化可能是根茎组植物核型进化

———————————————

2006-02-16 收稿, 2006-12-25 收修改稿。
基金项目：国家自然科学基金(30670146)；科技部自然科技资源平台项目(No. 2005DKA21403) (Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30670146, and National Infrastructure of Natural Resources for Science and Technology, Grant No. 2005DKA21403)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: xingjinhe@yahoo.com.cn)。

的重要机制之一; (2)随体染色体多为st或t染色体，均位于短臂末端; (3)可以认为辉韭是以增加倍性来克服该物种扩大新的生存空间所带来的困难；(4)现今栽培的韭可能是由野生的二倍体韭和四倍体韭经过长期人工驯化而来的，现今栽培的三倍体韭可能是二倍体韭和四倍体韭杂交而来，并且以无性繁殖方式保存三倍体类群的存在。
关键词　葱属；根茎组；核型；多倍体；种内分化；进化

葱属*Allium* L.植物在我国有110种，其中根茎组sect. *Rhiziridium* G. Don在我国共有65种4变种，占该属植物种类的一半以上。根茎组植物种类多，分布广，且形态上变化极大，组的建立主要以植物具有根茎这一特征为依据。但是该组在系统学上尚存在不少问题，特别是组的划分是否合理，组下各分类群间的亲缘关系和进化机制等问题还缺乏深入研究。我们对该组进行了外部形态、花粉形态和分子系统学等方面的研究(许介眉, 1980；何兴金等，1998；He et al.，2000；何兴金，许介眉，2001)，在此基础上我们拟进行细胞学研究，为解决该组的种间亲缘关系和物种进化机制等问题提供细胞学依据。关于葱属根茎组的细胞学研究，国内外已有许多报道，有30余种做过染色体计数或核型研究(Levan, 1935; Sakai , 1935; Murin, 1962; Fedrov, 1969; McCollum, 1976; von Bothmer, 1970, 1981; Rudyka, 1984；图力古尔，赵毓堂, 1991，图力古尔等, 1994；黄瑞复，虞泓, 1996；尚宗燕等，1997；杨蕾等，1998)。本文对我国根茎组8种21居群进行了核型研究，其中贺兰韭*Allium eduardii* Stearn和阿拉善韭*A. flavovirens* Regel为首次染色体计数和核型报道。Murin(1962)报道了辉韭*A. strictum* Schrader六倍体染色体数目，本文首次分析了该种六倍体核型。

1　材料和方法

材料均采自野外，材料的原产地见表1。凭证标本保存于四川大学生命科学学院植物标本馆(SZ)。细胞玻片凭证标本保存于四川大学生命科学学院植物分类室。

取根茎沙培的幼嫩根尖或种子萌发后长出的根尖，用饱和对二氯苯水溶液在8–12 ℃预处理6–12 h或用0.01%的秋水仙碱水溶液于8–12 ℃预处理3–6 h，卡诺氏固定液(冰醋酸:无水乙醇＝1:3)中固定12–24 h, 70%乙醇中保存备用。制片时，根尖经蒸馏水冲洗后，用解离液(无水乙醇:浓盐酸＝1:1)在常温下解离1–3 min，蒸馏水洗净后，用改良石炭酸品红染色，常规方法压片，观察。镜检中对染色体分散好且着丝粒清晰的细胞拍照并进行染色体测量。核型分析按Levan等(1964)的方法，染色体计数以50个细胞统计大于85%的数目为本种的染色体数目，核型分析方法按照李懋学和陈瑞阳(1985)的标准进行，以来自不同个体的5个细胞测量其臂长及臂比等。核型分类按照Stebbins(1971)的标准，核型不对称系数(As.K%)计算公式为：长臂总长/全组染色体总长×100。

2　研究结果

根茎组8种21个居群的细胞核型比较见表1，核型图见图1–4。在本次研究中，贺兰韭和阿拉善韭的核型为首次报道；北韭*A. lineare* L.、滩地韭*A. oreoprasum* Schrenk和蒙古韭*A. mongolicum* Regel的核型为国内首次报道, 4个居群的辉韭的六倍体核型为首次报道。

表 **1**　葱属根茎组 8 种 21 居群的材料来源及核型

Table 1　Source of material and karyotypes in twenty-one populations of eight species in *Allium* sect. *Rhiziridium*

分类群 Taxon	产地 Provenance	海拔 Alt.(m)	核型公式 Karyotype formula	核型类型 Type	不对称系数 As.K%	凭证标本 Voucher	图号 Figure
贺兰韭 *A. eduardii* Stearn	内蒙古大青山 Mt. Daqingshan, Nei Mongol	1350	2*n*=2*x*=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	60.14	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97825	4: A, a
	内蒙古贺兰山 Mt. Helanshan, Nei Mongol	1650	2*n*=2*x*=16=12m+2sm+2st	2A	59.14	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97829	4: B, b
阿拉善韭 *A. flavovirens* Regel	内蒙古贺兰山 Mt. Helanshan, Nei Mongol	1700	2*n*=2*x*=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	60.24	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97830	1: A, a
北韭 *A. lineare* L.	新疆额敏 Emin, Xinjiang	960	2*n*=2*x*=16=8m+4sm+4st (2SAT)	2A	62.96	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97601	1: B, b
	新疆塔城 Tacheng, Xinjiang	850	2*n*=2*x*=16=10m+4sm+2st(2SAT)+0—3B	2A	61.12	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97606	1: C, c
	新疆塔城 Tacheng, Xinjiang	1100	2*n*=2*x*=16=8m+4sm+4st(2SAT)	2A	63.56	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97607	1: D, d
	新疆裕民 Yumin, Xinjiang	1200	2*n*=2*x*=16=8m+4sm+4st(2SAT)	2A	63.51	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97611	1: E, e
	新疆布尔津 Burqin, Xinjiang	1050	2*n*=2*x*=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	58.84	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97637	1: F, f
辉韭 *A. strictum* Schrader	新疆托里 Toli, Xinjiang	870	2*n*=6*x*=48=18m+12sm+18st	2B	67.31	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97623	2: A, a
	新疆阿尔泰 Altay, Xinjiang	1150	2*n*=6*x*=48=24m+6sm+12st+6t	2B	68.01	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97630	2: B, b
	新疆布尔津 Burqin, Xinjiang	950	2*n*=6*x*=48=30m+12st+6t	2B	63.93	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97636	2: C, c
	新疆布尔津 Burqin, Xinjiang	1250	2*n*=6*x*=48=30m+12st+6t	2B	65.37	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97636-1	2: D, d
滩地韭 *A. oreoprasum* Schrenk	新疆托里 Toli, Xinjiang	870	2*n*=2*x*=16=14m+2sm	2A	56.19	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97619	3: A, a
	新疆托里 Toli, Xinjiang	1060	2*n*=2*x*=16=14m+2st	2A	57.82	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97620	3: B, b
韭 *A. tuberosum* Rottl. ex Spreng.	内蒙古锡林浩特 Xilinhot, Nei Mongol	920	2*n*=4*x*=32=20m+8sm+4st(4SAT)	2A	60.48	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97812	4: C, c
	内蒙古巴林右旗 Bairin Youqi, Nei Mongol	870	2*n*=4*x*=32=28m+4st (4SAT)	2A	56.50	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97815	4: D, d
	湖北神农架 Shennongjia, Hubei	1800	2*n*=4*x*=32=24m+4sm+4st(4SAT)	2A	59.34	何兴金(X. J. He) 97113	4: E, e
	四川雅安 Ya'an, Sichuan	400	2*n*=4*x*=32=24m+4sm+4st(4SAT)	2A	59.98	何兴金(X. J. He) 97108	4: F, f
野韭 *A. ramosum* L.	内蒙古大青山 Mt. Daqingshan Nei Mongol	1400	2*n*=4*x*=32=28m+4st (4SAT)+0–1B	2A	58.17	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97824	3: C, c
蒙古韭 *A. mongolicum* Regel	新疆乌鲁木齐 Ürümqi, Xinjiang	500	2*n*=2*x*=16=14m+2t (2SAT)	2A	56.56	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97649	3: D, d
	宁夏中卫 Zhongwei, Ningxia	950	2*n*=2*x*=16=14m+2st (2SAT)	2A	56.48	何兴金，张小亮(X. J. He & X. L. Zhang) 97832	3: E, e

本次报道的8种21个居群中辉韭的4个居群均为六倍体，核型类型为2B型，未见随体染色体，核型不对称系数较高，为63.93%－68.01% (图2)。韭的4个居群和野韭的1个居群均为四倍体居群，其核型变化不大，全为2A型，两对随体染色体在各个居群中亦很恒定，均位于亚端部着丝粒的短臂上，核型不对称系数变异范围为56.50%–60.48% (图3, 4)。其余5个种均为二倍体，核型类型均为2A型，贺兰韭、阿拉善韭、北韭和蒙古韭有2条随体染色体；滩地韭未见随体；该5种的核型不对称系数变化范围为56.19%–63.56% (图1，3，4)。

3 讨论

3.1 倍性变化与物种的进化

在本研究的葱属根茎组植物中，同种同一居群染色体数目和核型都非常稳定，同种的不同居群间染色体数目和倍性变化也不大；贺兰韭、阿拉善韭、北韭、滩地韭和蒙古韭全为二倍体；韭和野韭全为四倍体；仅辉韭为六倍体。结合前人的研究可以看出根茎组不同种的植物在染色体数目和倍性上具有明显的变化。

3.1.1 辉韭 该种的4个居群全为六倍体，染色体数目均为$2n$=48，染色体组成上有m、sm、st和t这4种类型，核型类型为2B型。国内外对本种的染色体报道是$2n$=16(Sakai, 1935)、32(Fedrov，1969；图力古尔等，1994)、40(Fedrov，1969)和48(Murin，1962)，图力古尔等(1994)对吉林扎旗居群的研究结果为$2n=4x=32$=16m+4sm+12st，核型类型也为2B型。结合该种的地理分布可以看出，产于欧洲的辉韭为二倍体，而中亚、西伯利亚、蒙古和我国吉林的种类为四倍体、五倍体和六倍体(Murin, 1962; Fedrov, 1969)，我国新疆的类群则全为六倍体。因此，我们认为该种可能的扩散路线是从欧洲向东同时向南，并在扩散的过程中，伴随有染色体倍性和核型不对称性的增加。可以推测该种在扩大生存空间的过程中是以倍性的增加来适应新的环境。

3.1.2 野韭 根据对内蒙古居群的核型观察结果，染色体数为$2n$=32，四倍体，核型公式为$2n=4x=32$=28m+4st(4SAT)+0–1B，核型属2A型。随体染色体的短臂上具点状随体，部分细胞中有B染色体存在。图力古尔等(1994)对吉林大青沟居群分析结果为$2n=2x=16$=14m +2st(2SAT)，核型为2A型。国外报道为$2n$=16、32(Fedrov, 1969)。可见该种存在着种内倍性变异，但核型类型均为2A型。本研究首次发现具B染色体的野韭居群。

3.2 关于韭的起源问题

对采自内蒙古、湖北神农架及四川的4个居群进行了核型研究，结果表明，染色体数均为$2n$=32，为四倍体，核型类型属2A型，显示出种内核型上的一致性。外部形态上，野生的韭与栽培的韭完全一致，叶扁平，实心，花白色，花被片具绿色中脉。杨蕾等(1998)在对韭的3个野生居群和1个栽培居群进行核型研究后发现山西永济居群为二倍体，核型公式为$2n=2x=16$=12m+2st(2SAT)，且其植株的形态与野生和栽培的四倍体韭没有任何差异。国内外对韭的研究很多，其倍性上几乎均为$2n$=32，属四倍体；黄瑞复和虞泓(1996)在云南西部保山县发现了栽培韭的三倍体，其核型公式为$2n=3x=24$=21m+3st，在对其进一步的研究中得到了二倍体和四倍体子代，只是二倍体子代瘦弱几无育性。李懋学等(1982)在研究了我国不同地区栽培的和野生的韭以及野韭的核型后，认为栽培的和野生

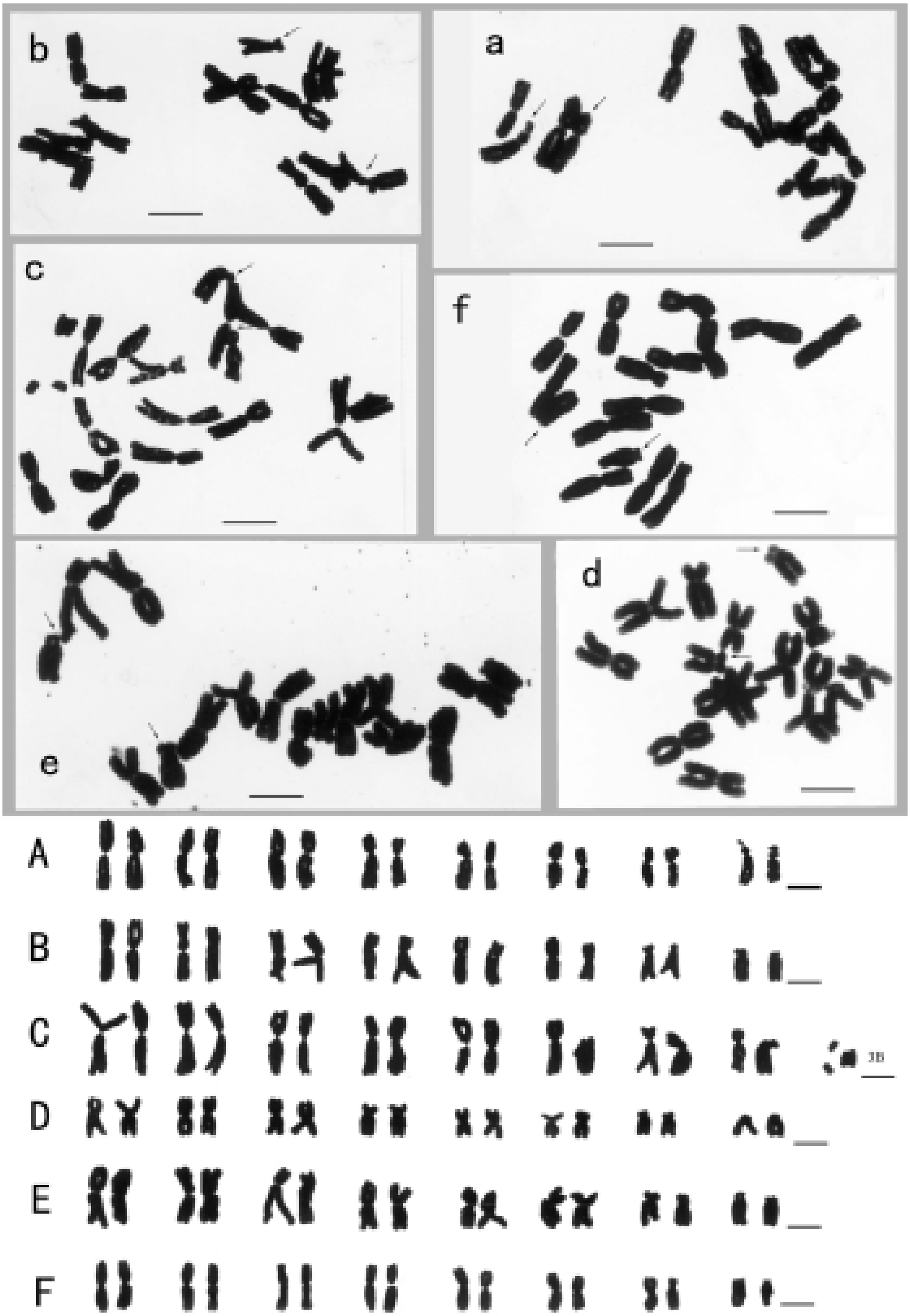

图**1**　葱属根茎组核型图(箭示随体染色体)　**A, a.** 阿拉善韭(贺兰山居群)。**B, b.** 北韭(额敏居群)。**C, c.** 北韭(塔城草地居群)。**D, d.** 北韭(塔城山坡居群)。**E, e.** 北韭(裕民草地居群)。**F, f.** 北韭(布尔津居群)。

Fig. 1.　Karyograms of *Allium* sect. *Rhiziridium* (arrows indicate satellite chromosomes).　**A, a.** *Allium flavovirens* (Mt. Helanshan, Nei Mongol). **B, b.** *A. lineare* (Emin, Xinjiang). **C, c.** *A. lineare* (Tacheng, Xinjiang). **D, d.** *A. lineare* (In slopes, Tacheng of Xinjiang). **E, e.** *A. lineare* (Yumin, Xinjiang). **F, f.** *A. lineare* (Burqin, Xinjiang).
Scale bars=10 μm.

图**2** 葱属根茎组核型图 **A, a.** 辉韭(托里居群); **B, b.** 辉韭(阿尔泰居群)。**C,c.** 辉韭(布尔津山坡居群)。**D, d.** 辉韭(布尔津草地居群)。

Fig. 2. Karyograms of *Allium* sect. *Rhiziridium*. **A, a.** *Allium strictum* (Toli, Xinjiang). **B, b.** *A. strictum* (Altay, Xinjiang). **C, c.** *A. strictum* (Burqin, Xinjiang). **D, d.** *A. strictum* (Burqin, Xinjiang).
Scale bars=10 µm.

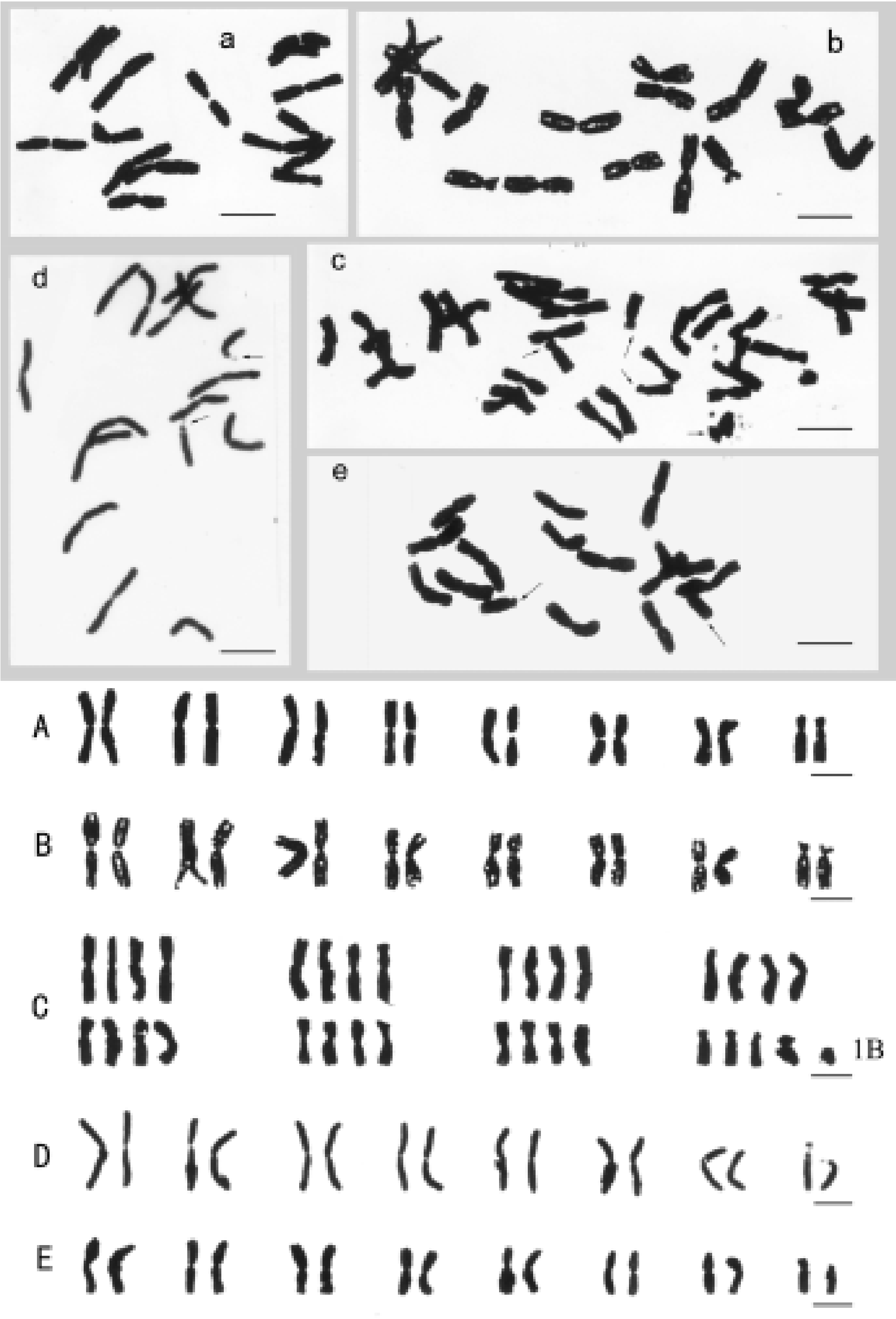

图3　葱属根茎组核型图(箭示随体染色体)　**A, a.** 滩地韭(托里草地居群)。**B, b.** 滩地韭(托里山坡居群)。**C, c.** 野韭(大青山居群)。**D, d.** 蒙古韭(乌鲁木齐居群)。**E, e.** 蒙古韭(中卫居群)。

Fig. 3.　Karyograms of *Allium* sect . *Rhiziridium* (arrows indicate satellite chromosomes).　**A, a.** *Allium oreoprasum* (Toli, Xinjiang). **B, b.** *A. oreoprasum* (Toli, Xinjiang). **C, c.** *A. ramosum* (Mt. Daqingshan, Nei Mongol). **D, d.** *A. mongolicum* (Ürümqi, Xinjiang). **E, e.** *A. mongolicum* (Zhongwei, Ningxia).
Scale bars=10 μm.

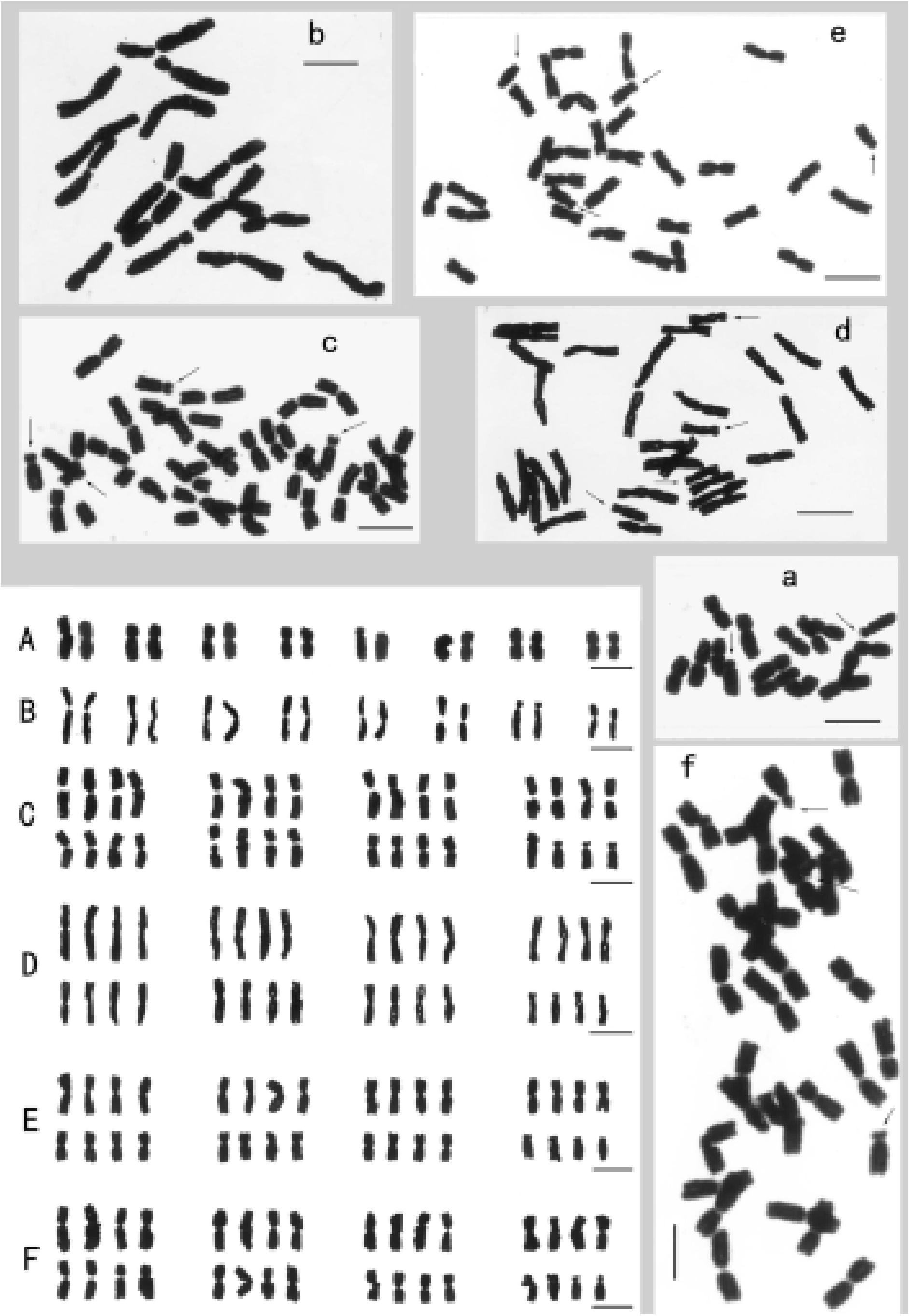

图**4** 葱属根茎组核型图(箭示随体染色体) **A, a.** 贺兰韭(大青山居群)。**B, b.** 贺兰韭(贺兰山居群)。**C, c.** 韭(锡林浩特居群)。**D, d.** 韭(巴林右旗居群)。**E, e.** 韭(神农架居群)。**F, f.** 韭(雅安居群)。

Fig. 4. Karyograms of *Allium* sect. *Rhiziridium* (arrows indicate satellite chromosomes). **A, a.** *Allium eduardii* (Mt. Daqingshan, Nei Mongol). **B, b.** *A. eduardii* (Mt. Helanshan, Nei Mongol). **C, c.** *A. tuberosum* (Xilinhot, Nei Mongol). **D, d.** *A. tuberosum* (Bairin Youqi, Nei Mongol). **E, e.** *A. tuberosum* (Mt. Shennongjia, Hubei). **F, f.** *A. tuberosum* (Ya'an, Sichuan).
Scale bars=10 μm.

的韭其核型公式一致，均为$2n=4x=32=28m+4st(4SAT)$，系同源四倍体；此外，他们认为今日广泛栽培的四倍体韭由两条途径演化而来：一是由二倍体韭经人工引种栽培且染色体加倍后经人工选育而成今日的四倍体韭，第二条途径是二倍体的野韭自然加倍后，在野生状态下自然传播而繁衍为今日广布的野生四倍体韭，再经引种驯化而成栽培的四倍体韭。如果用第二条途径来解释今日的四倍体栽培韭的起源，那么二倍体野韭和二倍体韭应为同一个物种，这与两个物种的形态(许介眉，1980)及核型研究结果(杨蕾等，1998；黄瑞复，虞泓, 1996)矛盾。杨蕾等(1998)在对四川理县和汶川两个野生居群、成都的一个栽培居群和山西永济野生居群(为二倍体)进行研究后提出：现今栽培的四倍体韭是由野生的二倍体韭在野生状态下自然加倍后形成同源四倍体，因四倍体所具的优良性状而被引种栽培驯化而来。如果是这样，那么三倍体的栽培韭是如何起源的？这是难以解释的。本文对野韭和韭的研究结果表明，野韭也存在四倍体，且四倍体野韭与四倍体韭在核型上存在一定差异，但差异不大；形态上二者具相似性，有时在标本上难以区别(许介眉, 1980)，不同处在于野韭的叶为三棱状条形，背面因纵棱隆起而成龙骨状，中空，花被片常具红色中脉，且叶缘沿纵棱常具细的糙齿。因此，李懋学等(1982)认为今日四倍体韭起源于野生二倍体野韭(加倍)的观点值得商榷。McCollum(1976)认为韭原产东亚，栽培韭中的二倍体和四倍体分别来源于野生的二倍体和四倍体，而且栽培韭尽管从古代就被驯化，但与野生的韭相比较没有什么变化。从本研究结果看，无论是产于内蒙古和湖北的野生韭，还是产于四川的栽培韭，其核型均为四倍体，且核型较一致；与已经报道的韭的核型也是比较一致的。因此，我们同意McCollum (1976)的观点，今日栽培的韭是分别从野生的二倍体和四倍体分别引种驯化而来的，而栽培的三倍体韭菜则可能是在引种驯化过程中二倍体与四倍体杂交后形成的。至于三倍体居群的保存，则是在人工栽培中以无性繁殖来维持的。

3.3　根茎组多倍体化和物种进化的机制问题

本文和前人的研究结果表明，葱属植物中有许多种为多倍体，有的种内还存在多倍体系列(如辉韭)。可以预料多倍体中染色体结构变异的频率必定会高于二倍体，因为在四倍体或更高的倍性水平上，各种缺失可以由一个正常的染色体组补偿(洪德元, 1990)。在根茎组，多倍体在核型类型上相对较为进化或者说染色体的结构变异的频率高一些，多倍体居群无疑对保存该种植物的染色体结构变异起着重要的作用；正是因为大量多倍性在根茎组的存在，为该组植物的进化提供了稳定的细胞遗传学基础。在葱属植物中出现如此高的多倍体频率，与其生物学习性相关。因为葱属植物全为多年生草本，能以根状茎、鳞茎或珠芽等进行无性生殖，这样的生物学习性，使得该属植物在染色体结构发生变异时，能够及时有效地保存起来，同时又不会影响居群的数量。正是由于多倍体系列的存在与兼性无融合生殖有直接关系，有性生殖能产生倍性变化，无性繁殖则可在育性降低时保存倍性变化后的材料这一原因，使葱属中存在着大量多倍体系列，如辉韭(Sakai, 1935; Murin, 1962;　Fedrov, 1969；图力古尔等, 1994)、薤白*A. macrostemon* Bunge (朱世梅，许介眉, 1999)和棱叶韭*A. caeruleum* Pall.(何兴金，许介眉, 2001)。因此，葱属植物中多倍体和多倍体系列的大量存在，说明多倍化是该属植物趋异进化的重要动力和机制之一。

参 考 文 献

Fedrov A A. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad: Academy of Science USSR, Komarov Botanical Institute. 376–381.

He X-J (何兴金), Ge S (葛颂), Xu J-M (许介眉), Hong D-Y (洪德元). 1998. PCR-RFLP analysis on phylogeny of *Allium*. Acta Botanica Sinica (植物学报) 40: 1083–1086.

He X-J, Ge S, Xu J-M, Hong D-Y. 2000. Phylogeny of Chinese *Allium* (Liliaceae) using PCR-RFLP analysis. Science in China (Series C) 43: 454–463.

He X-J (何兴金), Xu J-M (许介眉). 2001. Karyotypes of 4 species in *Allium* sect. *Haplostemon* Boiss. from China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 39: 423–432.

Hong D-Y (洪德元). 1990. Plant Cytotaxonomics (植物细胞分类学). Beijing: Science Press. 150–239.

Huang R-F (黄瑞复), Yu H (虞泓). 1996. Euploidic variation in filial generation of spontaneous triploid *Allium tuberosum*. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) Suppl. 8: 85–90.

Xu J-M (许介眉). 1980. *Allium* L. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 14: 170–272.

Stebbins G L. 1971. Chromosomal Evolution on Higher Plants. London: Edward Arnold. 12–150.

Levan A. 1935. Cytological studies in *Allium* VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas 20: 289–330.

Levan A, Fredga K, Sandberg A A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201–220.

Li M-X (李懋学), Shang S-T (商树田), Wang Z-X (王志学). 1982. An investigation on the karyotype of *Allium tuberosum* Rottler and *A. ramosum* L. Acta Horticulturae Sinica (园艺学报) 9: 31–36.

Li M-X (李懋学), Chen R-Y (陈瑞阳). 1985. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plant. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究) 3: 297–302.

McCollum G D. 1976. Onion and allies. In: Simmonds W W ed. Evolution of Crop Plants. London, New York: Longman. 186–190.

Murin A. 1962. Chromosome study in *Allium strictum* Schrad. Caryologia 15: 139–142.

Rudyka E G. 1984. Chromosome numbers in vascular plants from the southern part of the Soviet Far East. Botanicheskiy Zhurnal 69: 1699–1700.

Sakai K. 1935. Studies on the chromosome number in alpine plants. II. Japanese Journal of Genetics 11: 68–73.

Shang Z-Y (尚宗燕), Li R-J (李汝娟), Cui T-C (崔铁成), Xu J-M (许介眉). 1997. Studies on chromosomes of eight species of *Allium* from China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 35: 434–444.

Tolgor (图力古尔), Zhao Y-T (赵毓棠). 1992. The herbage resource of *Allium* in eastern Inner Mongolia and the quantitative classification research for 22 species of *Allium*. Grassland of China (中国草地) (4): 40–43.

Tolgor (图力古尔), Zhao Y-T (赵毓棠), Xu J-M (许介眉). 1994. A chromosomal study of eight species in *Allium* sect. *Rhiziridium* G. Don in China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 32: 165–172.

Von Bothmer R. 1970. Cytological studies in *Allium*. I. Chromosome numbers and morphology in sect. *Allium* from Greece. Botaniska Notiser 123: 519–551.

Von Bothmer R. 1981. Karyotype variation in *Allium commutatum* (Liliaceae s.lato). Plant Systematics and Evolution 140: 179–189.

Yang L (杨蕾), Xu J-M (许介眉), Zhang X-L (张小亮), Wan H-Q (万海清). 1998. Karyotypical studies of six species on the genus *Allium*. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 36–46.

Zhu S-M (朱世梅), Xu J-M (许介眉). 1999. Karyotypic differentiation in *Allium macrostemon* Bunge. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 37: 269–278.